



Facultad de Ciencias Naturales y Exactas
Universidad del Valle



ASPECTOS ANATÓMICOS DE PULVÍNULO Y NERVIO PRINCIPAL FOLIAR DE CINCO ESPECIES DEL GÉNERO *CANAVALIA* DE COLOMBIA, *DIOCLEA GUIANENSIS* Y *MUCUNA PRURIENS* (FABACEAE)

María Catalina Vélez Escobar
Universidad del Valle

Recibido: septiembre 20, 2010 Aceptado: noviembre 29, 2010

Pág. 15-34

Resumen

Se realizó un estudio de la anatomía de pulvínulo y nervio principal foliar de *Canavalia bicarinata*, *C. brasiliensis*, *C. dictyota*, *C. ensiformis*, *C. rosea*, *Dioclea guianensis* y *Mucuna pruriens* (Fabaceae, Faboideae). Se comparó las distintas especies del género *Canavalia* y éstas al género *Dioclea*, de la misma subtribu; y *Mucuna*, de la subtribu *Erythrininae*, de plantas obtenidas de semillas del Banco de Germoplasma del CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical) en estadio adulto reproductivo, sembradas en condiciones de la Microestación de Biología, Universidad del Valle, Municipio de Cali, Valle del Cauca - Colombia, cerca de 1.050 m. Las técnicas de laboratorio comprendieron cortes transversales histológicos a mano alzada, tinción con safranina y fast green; con el método semiconservativo y observaciones en microscopio compuesto. Se realizaron observaciones y comparaciones a la forma y composición del contorno externo, luego la forma de la célula y su distribución en los tejidos en epidermis, corteza, cilindro central y médula; se incluye además, la presencia o no, abundancia, forma de tricomas, pigmentos u otras sustancias tales como taninos, estilodios, aceites y para el nervio principal se analiza la distancia de láminas foliolares.

Palabras claves: Anatomía de pulvínulo, anatomía de nervio principal, *Canavalia*, *Dioclea guianensis*, *Mucuna pruriens*, Fabaceae, Faboideae.

Abstract

A study was conducted on the anatomy of the pulvinus and primary leaf nerve of *Canavalia bicarinata*, *C. brasiliensis*, *C. dictyota*, *C. ensiformis*, *C. rosea*, *Dioclea guianensis*, and *Mucuna pruriens* (Fabaceae, Faboideae). The different species of the genus *Canavalia* were compared and these were compared to the genus *Dioclea* from the same subtribe; and *Mucuna* from the *Erythrininae* subtribe from plants obtained from seeds from the Germplasm Bank at the International Center of Tropical Agriculture (CIAT for its name in Spanish) in adult reproductive stage, sown under the conditions of the Biology Microstation, Universidad del Valle, Municipality of Cali, Valle del Cauca, Colombia, close to 1,050 m. The laboratory techniques comprised freehand histological cross sections, safranin and fast green staining with the semi-conservative method and compound microscope observations. Observations and comparisons were carried out on the form and composition of the external contour, and the shape of the cell and its distribution in tissues in epidermis, cortex, central cylinder and medulla; also included are the presence or absence, abundance, form of trichomes,

pigments, or other substances like tannins, stylodia, and oils. The distance of the main nerve, from borders of the lamina was analyzed.

Keywords: Anatomy of the pulvinus, Anatomy of the main nerve, *Canavalia*, *Dioclea guianensis*, *Mucuna pruriens*, Fabaceae, Faboideae.

1 Introducción

Bernal *et al.* [1] afirma que la subfamilia *Faboideae* contiene el mayor número de géneros y especies y la mayor representación de plantas económicamente importantes. Son 30 tribus (dentro de las que se encuentra *Phaseoleae*), agrupa 440 géneros y 12.000 especies. Evolutivamente es la más avanzada y está ampliamente distribuida en las regiones templadas.

La tribu *Phaseoleae* presenta 8 subtribus: *Cajaninae*, *Phaseolinae*, *Clitoriinae*, *Ophrestiinae*, *Kennediinae*, *Erythrinae*, *Diocleinae* y *Glycinae*; y el mayor número de géneros (84) de distribución mundial, especialmente tropical y subtropical; además la mayor importancia económica entre las tribus de *Leguminosae*, Bernal *et al.* [1].

La subtribu *Diocleinae* la conforman 13 géneros: *Pachyrhizus*, *Canavalia*, *Cleobulia*, *Luzonia*, *Dioclea*, *Camptosema*, *Cratylia*, *Collaea*, *Macropsychanthus*, *Herpyza*, *Cymbosema*, *Galactia* y *Calopogonium*, por lo general del Nuevo Mundo (Bernal *et al.* [1]).

El género *Canavalia* pertenece a la subtribu *Diocleinae*, Tribu *Phaseolae*, Familia *Fabaceae*. Incluyen en este género 50 especies, dividido en 4 subgéneros: *Catadonia*, *Wenderothia*, *Canavalia*, y *Maunaloa*, se distribuye en las regiones cálidas del globo. Sólomente *Canavalia rosea* es pantropical y de litorales.

El género *Dioclea* pertenece a la subtribu *Diocleinae*, Tribu *Phaseolae*, Familia *Fabaceae*. Incluyen en este género 30 especies, la mayoría neotropicales.

El género *Mucuna* pertenece a la subtribu *Erythrinae*, posee 33 especies de lianas trepadoras y arbustos, distribuidos por todo el mundo en zonas boscosas y áreas tropicales.

2 Materiales y métodos

El presente trabajo se desarrolló con plantas de especies del género *Canavalia* (Fabaceae), provenientes de semillas obtenidas del Banco de Germoplasma del CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical- Palmira Valle del Cauca - Colombia), que se sembraron en la Microestación de Biología, Universidad del Valle, Municipio de Cali, Valle del Cauca - Colombia, cerca de 1.050 msnm, temperatura media anual de 24°C, precipitación media anual de 1.473 mm, piso térmico cálido y suelos moderadamente ácidos.

Las características anatómicas de pulvínulo y de nervio principal foliar de cinco (5) especies del género *Canavalia* en Colombia, *C. bicarinata* Standley, *C. brasiliensis* Benth, *C. dictyota* Piper, *C. ensiformis* (L.) DC, y *C. rosea* (Sw.) DC., *Dioclea guianensis* Benth y *Mucuna pruriens* (L.) DC., se estudiaron en ejemplares en estadio adulto reproductivo mayores de 70 días después de la germinación, en los que se destacaron las coincidencias o diferencias particulares entre las especies del género *Canavalia* para Colombia. Las técnicas de laboratorio comprendieron cortes transversales histológicos a mano alzada en

la zona media del pulvínulo, y en el segmento superior desde 1–1,50 cm de la base del folíolo hasta la parte media longitudinal del nervio principal foliar. Se seleccionaron los cortes; se utilizó para la preparación de las placas, coloración con safranina y fast-green y el montaje semipermanente de los tejidos en gelatina-glicerina y por último la observación en el fotomicroscopio compuesto.

Durante el análisis se elaboraron esquemas a gran escala y se tomaron fotografías de algunas de las estructuras más representativas. Finalmente se elaboró una descripción sintética de los caracteres anatómicos de tamaño, color, forma, aspecto superficial (en tablas) de las observaciones obtenidas.

3 Resultados

3.1 Pulvínulo

Es muy llamativa la posición cóncavo–convexo que adquiere al hacer el corte, lo cual dificultó su manipulación y observación. Esto puede estar relacionado con la característica meristemática formando en la base de los pecíolos esos ensanchamientos cónicos. Se encuentra también curvado y rugoso en algunos de sus lados, lo que indica su capacidad de movimiento giratorio. En el género *Canavalia* son de mayor tamaño que en *Dioclea guianensis* Benth y *Mucuna pruriens* (L.) DC.

La presencia o ausencia de los caracteres anatómicos se encuentran en la Tabla 1.

Epidermis: En las especies de *Canavalia* la pubescencia puede variar en abundancia. Las células son de paredes delgadas y de tamaño pequeño. Puede encontrarse con abundantes tricomas no glandulares en *Dioclea guianensis* y *Mucuna pruriens* (Fig. 7A y B).

Corteza: Muy amplia, ocupa más del 70% de la sección transversal (Fig. 1-5). Constituida externamente por numerosos estratos de células parenquimáticas de gran tamaño y bastante turgentes, lo que indica un alto grado de presión. Se encuentran estilodios en algunas especies y gotas de aceite.

En *Dioclea guianensis* y *Mucuna pruriens* se encuentran cloroplastos en la corteza interna, taninos en grandes cantidades solamente en *Dioclea guianensis* Benth (Fig. 9A). Internamente, muy poco estratificado y confuso con el cilindro central se encuentra un anillo de colénquima, muy evidente para *Canavalia dictyota* Piper. En *Dioclea guianensis* y *Mucuna pruriens* se observa en la Fig. 10A, y cerca al colénquima pueden presentarse grandes agrupaciones de estilodios (Fig. 10B).

Cilindro Central: Es muy céntrico y pequeño, está constituido principalmente por el cuerpo leñoso, floema y médula (Fig. 1-5). En *Dioclea guianensis* y *Mucuna pruriens* se observa también en la Fig. 9A y B, 10A.

Floema: Se presenta en unos pocos estratos como un anillo continuo (Fig. 1, 3), hacia los radios medulares forman unas entrantes semicirculares (Fig. 2), en algunas especies contiene taninos (Fig. 5); en *Dioclea guianensis* y *Mucuna pruriens* se observan taninos también (Fig. 10 A).

Cambium Vascular: Se encuentra muy poco diferenciado.

Xilema: Bien diferenciados los haces colaterales abiertos, multiestratificados, bien delimitados por los radios medulares (Fig. 5), los cuales en la médula se ensanchan (Fig. 7). Se observaron muchas fibras, pero también filas de vasos de diferente amplitud en el lumen, distribuidos regularmente en una fila a lo largo del floema; igualmente para *Dioclea guianensis* y *Mucuna pruriens* (Fig. 10 A). Los haces del xilema son de forma cónica, pero la amplitud del ápice y número puede variar entre las especies de estudio: En *Canavalia ensiformis* (L.) DC., *C. rosea* (Sw.) DC., (Fig. 3) y *C. bicarinata* Standley (Fig. 1) predomina el haz vascular de base cónica regularmente amplia; igualmente para *Dioclea guianensis* Benth (Fig. 4).

Médula: De posición céntrica, muy pequeña, con radios que penetran en el leño (Fig. 6 A), puede ocupar el 5% del área de la sección transversal, la forman células parenquimáticas pequeñas que pueden contener taninos en la parte media (Fig. 6B, 7) o en la periferia (Fig. 6B, 10C) y estilodios (Fig. 7).

3.2 Nervio principal foliar

El nervio principal foliar sostiene una serie de nervios laterales (secundarios) que forman una red vascular reticulada cerrada, ya que los secundarios se anastomosan unos con otros y va disminuyendo su grosor a medida que se acerca al borde foliar.

En la sección transversal, las partes de las láminas se encuentran a diferentes distancias, separadas por una arista adaxial de colénquima (Fig. 19) más o menos prominente según la especie; y el contorno del nervio, puede variar desde aovado (Fig. 11, 13, 14), oblongo (Fig. 12) y semiesférico (Fig. 15). En *Dioclea guianensis* Benth (Fig. 16) se presenta cuadrado y aovado para *Mucuna pruriens* (L.) DC., (Fig. 17).

Los caracteres anatómicos observados se encuentran en la Tabla 2.

Epidermis: La cutícula es delgada, ondulada, cubriendo las células epidérmicas de forma: cuadrada, elíptica o rectangular (Fig. 18A), sin pared tangencial cutinizada.

Corteza: Está constituida por colénquima angular (Fig. 18 A) que aumenta su estratificación en la porción abaxial y en la arista adaxial. Excepto en: *Canavalia ensiformis* (L.) DC., y *C. dictyota* Piper, se encuentran estilodios (Fig. 21 A) formando casquete de haz; y parénquima especialmente hacia la parte abaxial (Fig. 18B). *Mucuna pruriens* (L.) DC., (Fig. 22), presenta similar estructura. El clorénquima es escaso, se encuentra en la arista adaxial o hacia los lados del corte del nervio, o entremezclados con elementos de floema blandos.

Cilindro Central: En su aspecto general, es un conjunto compacto de haces con estructura similar a los otros órganos pero con distribuciones particulares y bien diferente a la del pecíolo y tallo, que se agrupan de manera céntrica, colateral o a veces ligeramente adaxial, rodeados por una vaina vascular de colénquima y parénquima. Es difícil determinar dentro de los haces vasculares cuál es el tejido predominante, si es el floema o el xilema; el floema tiene posición periférica con respecto al xilema y las fibras floemáticas se

encuentran formando un anillo continuo pero con estratificación variable, en la periferia del sistema vascular con variación en el número de estratos. Se concluye entonces que a nivel de este órgano deja de ser un haz colateral abierto como se presentaba en los órganos anteriores transformándose en un haz perifloemático.

En las especies estudiadas, (Fig. 11 a 17, 22), el cilindro central es una estructura heterogénea. Puede describirse básicamente como un anillo periférico continuo, compacto de fibras de floema que usualmente es más estratificado y con diferentes formas en la parte abaxial (Fig. 20 A), y adaxial (Fig. 19); en las partes laterales del nervio, es menos estratificado. Las fibras no presentan los engrosamientos de calosa que se dio en otros órganos: tallo y pecíolo (Fig. 21 A). *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Fig. 22) presenta un cilindro central similar al de *Canavalia dictyota* Piper; con floema amplio (Fig. 20 A y B; 22).

El anillo continuo de fibras floemáticas periféricas, que Roth [9] las denomina pericíclicas, es triangular para *Canavalia ensiformis* (L.) DC., *C. dictyota* Piper, *C. bicarinata* Standley y *Mucuna pruriens* (L.) DC.; en *Canavalia brasiliensis* Benth es semiovoide; para *C. rosea* (Sw.) DC., circular; y en *Dioclea guianensis* Benth pentagonal.

Los elementos blandos de floema (parte del floema secundario), se encuentran en una zona bien amplia abaxialmente (Fig. 20 A y B) y especialmente en *Mucuna pruriens* (L.) DC., (Fig. 22), donde se visualizan grandes vasos de lumen amplio formando una línea semilunar. Puede o no contener cloroplastos y pigmentos (Fig. 21B) en grandes masas. En el sistema vascular adaxial (Fig. 11-15) este floema es de menor tamaño que el abaxial (Fig. 19) y en *Dioclea guianensis* Benth y *Mucuna pruriens* (L.) DC., no se presenta (Fig. 16 y 17). El xilema abaxialmente se presenta como una agrupación amplia de filas de vasos con pared delgada, lumen amplio y en la base los separan dos y hasta 4-5 estratos de fibras (Fig. 20 A y B). Estas filas de vasos a veces son largas y de la parte media hasta el protoxilema están separadas por parénquima medular con una formación linear típica (Fig. 20B).

Adaxialmente, el xilema está en menor cantidad, en todas las especies de *Canavalia* están constituidos (Fig. 19) por 1 a 3 agrupaciones de filas de vasos xilemáticos entremezclados con fibras.

Lateralmente, el xilema también es escaso, hay ligeras agrupaciones de filas de vasos en *Canavalia ensiformis* (L.) DC., *C. dictyota* Piper, *C. bicarinata* Standley y *C. brasiliensis* Benth (Fig. 11-14). *C. rosea* (Sw.) DC., (Fig. 15) es la única que presenta estas filas de vasos abaxial y adaxialmente. En *Dioclea guianensis* Benth y *Mucuna pruriens* (L.) DC., es reducido, pero en ésta última forma una “U” con un límite medular sinuoso (Fig. 17).

Médula: Es bien amplia en *Canavalia brasiliensis* Benth, en las otras especies es de regular tamaño; muy reducida y en posición adaxial en *Mucuna pruriens* (L.) DC., (Fig. 22).

4 Discusión

4.1 Pulvínulo

Canavalia demuestra que el tallo y la hoja son unidades discretas (el brote) y esenciales del cuerpo de la planta. El tallo es el órgano inferior fundamental, pero la hoja como órgano superior, es su modificación apendicular u órgano lateral. Por esta razón el pulvínulo, pecíolo y nervio principal presentan una organización similar y continuación de sus elementos estructurales dérmicos, fundamental, homólogos al cortex de tallo y la estela; en conclusión, la hoja presenta una prolongación del tejido vascular caulinar (Cortés, [2]; Esau, [5]).

La hoja es el órgano más variable de la planta en cuanto a su morfología y anatomía (Fahn, [6]) y por las importantes funciones, variedad y cantidad de caracteres morfológicos y anatómicos que presenta, ha favorecido que durante mucho tiempo sea motivo preferencial para gran número de investigaciones, ya que juega un gran papel en la delimitación taxonómica donde se comparan especies y grandes grupos; al igual que se busca relacionar funciones metabólicas, para dar respuesta a adaptaciones ecológicas y evolutivas. Esto es válido y exige también para la hoja de *Canavalia* una especial atención.

Las características morfoanatómicas de las hojas de las especies de *Canavalia* analizadas, se ajustan a las señaladas por Esau [5] y Roth [9], como nomófilos (trifoliolada propia de Papilionáceas o Leguminosas) con variaciones estructurales variadas, con venación múltiple, pinnada (que según la clasificación de Dilcher [3], *Canavalia* se encuentra entre “camptodromus», donde las venas de 2do. orden no terminan en el margen), reticulada (que según Hickey [8], las venas de primer orden cubren al menos 2/3 del área de la lámina), cerrada, prominente en el envés, (*Canavalia bicarinata* Standley, la única del subgénero *Wenderothia*, es más destacado) debido a que las venas van principalmente en el parénquima esponjoso donde hacen contacto con espacios aéreos, y acaban libremente en el interior de la hoja pero no en sus márgenes llegando a presentar venas de 3er. y 4to. Orden (Gil, [7]; mesófitas con limbo o lámina especializado para fotosíntesis, con mesófilo diferenciado, es decir estratificado indicando ser el intermedio entre las higrófitos y los xerófitos, y se considera a la mayoría de las plantas herbáceas como mesófitos, es decir que viven en un clima moderadamente húmedo (Cortés,[2]; Roth, [9]), con hojas dorsiventrales de tamaño mediano, sin peridermis ni tejidos de reserva, constan principalmente de tejido primario; además son órganos que están relacionadas con la eliminación de productos del interior, por la presencia de sustancias entre los que se encuentran los cristales (estilodios).

La hoja no tiene comunmente tejido secundario, algunas veces en cantidad limitada en pecíolo, pues el cambium vascular es evidente en sección transversal del pecíolo de *Canavalia rosea* (Cfr. Fig. 49 A y 52 A de Vélez, 2003); y venas largas (Esau, [4]).

El pulvínulo (latín pulvinus=cojinete) como tal, se presenta en *Canavalia* como señala Esau, [5]. Un engrosamiento basal, meristemático en el pecíolo en forma de cojinete; común en Leguminosae, Oxalidaceae, Marantaceae, Aroideae; que después de lograr su alargamiento mantiene cierto tiempo la potencialidad para crecimiento ulterior, ya que presenta células vasculares y de sostén completamente diferenciadas. Éstos se mostraron

algo curvados que según Strasburger *et al.* [10], se debe en Papilionaceae a una reacción fototrófica y gravitacional, relacionada con cambios de turgencia que permite que durante el día los folíolos mantengan una posición diferente a la de la noche, y a veces ligeramente rugosos en alguno de sus lados demostrando mayor capacidad giratoria en hojas jóvenes y en dirección contraria al suelo; movimiento más perceptible y rápido que se presenta en pecíolos y peciólulos de otras Leguminosas como *Mimosa* y *Albizzia* (Cortés, [2]). La turgencia se comprobó en el pulvínulo en el movimiento cóncavo–convexo que toma al realizarse el corte, esto causado en cierta medida por el inicio de un proceso de deshidratación.

El hecho de que las especies de *Canavalia* poseen un pulvínulo cónico de mayor tamaño, se relaciona con la mayor proporción del desarrollo de la planta y al carácter más leñoso que tiene este género comparado con *Dioclea guianensis* y *Mucuna pruriens*.

En la anatomía del pulvínulo de *Canavalia*, se observó la epidermis, como un carácter 1 de la Tabla 1, que proporciona diferenciación taxonómica entre las especies de estudio. El hecho de que en *Dioclea guianensis* y *Mucuna pruriens* presenten mayor pubescencia (Fig. 8 A y B), indica el mayor grado de protección que estas especies herbáceas requieren. La presencia de tricomas glandulares en *Canavalia brasiliensis* Benth (Fig. 2) indica que el pulvínulo desempeña una función secretora, con implicaciones ecológicas; ya que se observó también en las otras especies con frecuencia la visita detenida de individuos o agrupaciones de hormigas en este órgano.

La corteza de los pulvínulos deja claro que es un tejido que desempeña diferentes funciones; por presentar ya sea cloroplastos, taninos (Fig. 9 A), estilodios (Fig. 10 A) y aceites (Tabla 1). La presencia principalmente de parénquima multiestratificado, con células de gran volumen, permite al pulvínulo el proceso de turgencia para girar el folíolo mediante el mecanismo proporcionado por las vacuolas contráctiles especializadas que posee (Esau, [5]) y hace que el parénquima sea el tejido de mayor importancia y funcionalidad del pulvínulo. La presencia de un anillo incipiente e interno de colénquima que rodea al cilindro central (Fig. 1-4, 10 A) demuestra en cierta medida el crecimiento inverso en dirección a como se presentó en el tallo, donde el colénquima se encuentra periféricamente. Además, demuestra que la corteza es tejido fundamental que se desarrolla en parénquima, y que éste forma el colénquima sin importar la localización. Es la posición interna del colénquima la que permite flexibilidad a la corteza a las presiones de turgencia y al giro.

Dioclea guianensis Benth, posee un pulvínulo muy particular y diferente a las demás especies; por ser más susceptible a infecciones o más débil y por tener un metabolismo especial; pues es la única especie de estudio en la que se excretan taninos en grandes cantidades en la corteza (Fig. 9 A), los cuales son un sistema de defensa por la formación de estas sustancias en masas amorfas de color pardo, polifenólicas, antioxidantes y antifúngicas de alto peso molecular, que se localizan cerca de heridas o infecciones, evitan la desecación y putrefacción, también común y aisladamente en floema pero como célula tanífera o “saco tanífero» (Fig. 5, 10 A) y que pueden formar un sistema coordinado en la planta. Además son sustancias que están relacionadas con el metabolismo del almidón, asociadas a la formación y transporte de azúcares y como coloide, mantienen la homogeneidad del citoplasma (Esau, [4] y 1985; Fahn, [6]).

Puede diferenciarse muy bien en el pulvínulo de *Canavalia*, la presión que sufre el cilindro central procedente del tallo y el aumento de la corteza, en el trayecto del pulvínulo hacia el pecíolo como lo expone Cortés [2] y Esau [5] para otras especies tales como *Arachis hypogaea*, *Robinia pseudoacacia*, *Mimosa sp.*, *Albizzia sp.* El cilindro central posee todos los tejidos observados en el tallo (Fig. 5), excepto los cordones de fibras floemáticas, sustituidos funcionalmente por el colénquima y el cilindro que está comprimido y muy internamente. Se observa como en el tallo, un xilema bien desarrollado, quizás con mayor número de vasos, pero no en las agrupaciones de filas de vasos como en el tallo, ya que éste se ha ramificado a lo largo del cormo. Los radios medulares son más notorios en este órgano que en el tallo, lo que permite diferenciar mejor cada haz vascular en su estado originario.

El tamaño reducido de la médula es seguramente causado por la compresión que sufre el cilindro central en este órgano.

La presencia de un parénquima multiestratificado, de taninos y estilodios (Caracter 8, 10, 11, Tabla 1) en corteza, floema y/o médula, indica función de reserva hídrica y defensa que desempeña este órgano (Fig. 5, 7, 9 A y B; 10 A, B y C). Es de anotar que los taninos pueden o no formar en la médula la denominada “Vaina Medular” que se aprecia en algunas especies de *Canavalia*, *Dioclea guianensis* Benth y *Mucuna pruriens* (L.) DC., (Fig. 6 A y B, 10C), donde se observa una mayor tinción rojiza del xilema primario.

4.2 Nervio principal foliar

Es claro que por ser un solo nervio principal o medial se trata de hoja reticulada común en Dicotiledóneas. Según Hickey [8], se clasifica el nervio principal de *Canavalia* como línea recta y sin ramificar; y según la clasificación de Dilcher [3] *Canavalia* posee un nervio principal recto y de tamaño moderado.

El nervio principal, a pesar de ser mucho más variado (Fig. 11-17) que en los órganos anteriores, posee anatómicamente la misma estructura histológica; demostrando la continuación de éstos. Se diferencia del pecíolo, en presentar el cilindro central más continuo; no es clara la formación de haces vasculares independientes.

La epidermis es rica en estructuras (caracter 3-7 de la Tabla 2; Fig. 18 A), resalta la similaridad y se relaciona más a la epidermis foliar (Ver punto 6.3.4.) que a la de otro órgano. En la Fig. 18A se resalta los componentes cuticulares por la diferenciación del color que adquiere con la tinción.

Se confirma que la corteza, como describen Esau [5] y Gil [7], se debe a la formación de colénquima angular (Fig. 18 A, 19) por debajo de la epidermis de las grandes venas en las hojas de Dicotiledóneas, aunque esté solamente en la arista superior (Fig. 11-14, 17) pues solamente *Canavalia rosea* (Sw.) DC., y *Dioclea guianensis* Benth lo presentan abaxialmente, debido al soporte de la lámina por el pecíolo. En la corteza, se presenta colénquima en la periferia (Fig. 11-17, 18B), esto indica que éste se presenta donde hace soporte y que el tejido fundamental es flexible en permanecer como parénquima o de transformarse a colénquima. El clorénquima es relativamente escaso, en esta corteza está localizado especialmente en zonas adaxiales, debido a mayor luz (Fig. 11, 14, 17, y 19); en *Canavalia brasiliensis* Benth, *C. dictyota* Piper y *C. rosea* (Sw.) DC., se presenta clorénquima lateralmente (Fig. 12, 13 y 15 respectivamente).

Es clara la función de soporte del colénquima en el nervio principal. Se visualiza en las Fig. 11-17 gran contenido, que hace ver el sistema vascular aparentemente incipiente en *Canavalia*, y esto le diferencia taxonómicamente con *Dioclea guianensis* Benth y *Mucuna pruriens* (L.) DC. Además, coincide con la protuberancia de la arista superior de las especies que poseen hojas débiles y/o con comportamiento más herbáceo, como son *Canavalia bicarinata* Standley y *Mucuna pruriens* (L.) DC., donde es más prominente (Fig. 11 y 17) (Fig. 12-16).

La denominada vaina de los haces, no es tan visible y notoria en el nervio como sí fue en el pecíolo; seguramente porque se encuentra residual y sufriendo el proceso reductivo, se observa muy incipiente en Fig. 21 A, no como vaina sino como casquete de haz.

Esau [5] afirma que los haces más grandes, como están en el nervio principal, contienen xilema y floema en cantidades comparables a la de los haces del pecíolo o de las trazas foliares.

El sistema vascular en *Canavalia*, coincide con la descripción de Cortés [2] y Esau [5], formado por un conjunto de haces que forman un anillo único irregularmente continuo, siendo más homogéneo en *Dioclea guianensis* Benth y *Mucuna pruriens* (L.) DC., en cuanto a la distribución del xilema y floema. No es circular, con tejidos primarios y secundarios, es más dorsal que central en *Canavalia* como indica Gil [7], causado por el desarrollo de colénquima abaxial. Es distintivo en el modo de presentarse el floema en el nervio principal al de los demás órganos descritos anteriormente. En éstos, las fibras floemáticas periféricas (líber duro) se encuentran en cordones o vainas más o menos separadas, cubriendo el líber blando. En el nervio principal, forman un anillo continuo no diferenciable en cordones de forma irregular, aunque sí permanece una diferencia en la estratificación (Fig. 11-17, 20A), esto indica la reducción que se presenta del número de haces desde el tallo hasta el nervio principal, en donde es uno o pocos (uno abaxial, otro adaxial, otros en los lados del nervio) los que se mantienen desde el tallo. El número de vainas de fibras floemáticas determinan en la raíz, tallo y pecíolo el número y forma inicial de haces vasculares; en el pulvínulo los diferencia el xilema, pero en el nervio principal la organización del sistema vascular es diferente en la distribución del floema y xilema, donde se pierde la forma cónica inicial del haz vascular observada en raíz, tallo y especialmente en pulvínulo. Es de notar, que el floema y xilema en las especies estudiadas se concentran ampliamente y principalmente en la parte abaxial formando una media luna (Cortés, [2]), en menor grado adaxialmente, y hacia los lados del nervio es muy incipiente. El protoxilema, (Fig. 19, 20B) se presenta muy introducido en la médula; en la base hay agrupación de vasos que se ramifica hacia la médula en filas separadas por tejido parenquimático, dando al xilema un aspecto dentado, verificándose el estado inicial de su formación al no sufrir presión y reducción como sí se presenta por el crecimiento secundario del tallo. Además, se observan más vasos que fibras xilemáticas. En general, el xilema se observa reducido; se concentra más en la parte abaxial (Fig. 20 A y B) y poco en la adaxial (Fig. 19) y muy reducido o ausente hacia los lados del nervio, en proporción a como lo encontramos en los órganos anteriormente analizados. La disposición de los haces vasculares tiene generalmente proporción con la forma exterior de la hoja y con las necesidades fisiológicas de las mismas especies. Los órganos cilíndricos muestran una disposición de los haces en forma de círculos Roth, [9].

El floema, se encuentra ligeramente en mayor proporción (Fig. 20 A) debido a la movilización de sustancias producidas en el mesófilo fotosintético; además en estos órganos ya no se da crecimiento secundario.

La ausencia de calosa (Fig. 18B, 20 A, 21 A) dentro de las fibras del floema periférico como se presenta en otros órganos, deja claro su preferencia a otros órganos de mayor tamaño que al nervio principal.

La presencia de estilodios, pigmentos, y aceite (caracter 15, 17-19 de la Tabla 2) indican la actividad metabólica intensa y de defensa que se realiza en las hojas.

5 Conclusión

5.1 El pulvínulo

Se presenta con una anatomía muy similar a otras especies vegetales, y es un órgano que no proporciona gran número de caracteres informativos de valor taxonómico, pero ayudó a la diferenciación entre las especies. Deja ver bien el haz colateral abierto del género.

5.2 Nervio principal foliar

El nervio principal de *Canavalia* proporcionó gran información taxonómica y descriptiva entre las especies, y junto con los dos órganos anteriores, es decir pecíolo y pulvínulo, demuestran ser la continuación del tallo.

En cuanto a la distancias entre láminas foliares, la forma del corte transversal, la abundancia de tricomas, estilodios y la forma de las células del epidermis hay variedad entre las especies estudiadas.

Estomas se presentan solamente en el género *Canavalia*. Tricomas glandulares presentes solo en *D.guianensis*; estilodios en la corteza ausentes en *C.Dictyota* y *C.ensiformis*.

La posición central del cilindro vascular se presenta en *D.guianensis* y *M. pruriens*.

Vaina de vasos xilemáticos en fila ausentes en *C.rosea* y *D.guianensis*.

Fibras floemáticas forman un anillo continuo en todo el corte, ausentes en *C.brasiliensis* y *C.dictyota*.

Diferenciación de radios medulares en el floema es buena en *C.dictyota* y *M.pruriens*

Xilema superior con líneas de vasos largas, médula clorofílica, estilodios en la médula ausente en *C.dictyota*, *C.ensiformis* y *M.pruriens*.

Médula ocupa menos del 30 % del área del corte ausente sólo en *C.brasiliensis*.

Estilodios en el floema presentes solo en *C.rosea* y *D.guianensis*.

Pigmentos en el floema presentes en *C.bicarinata*, *C.rosea* y *D.guianensis*

Xilema rico en aceite presente en *C.bicarinata*, *C.rosea* y *D.guianensis*

6 Recomendaciones

Hace falta esclarecer la o las funciones que cumple el pulvínulo en las especies de *Canavalia*, a diferencia de *Dioclea guianensis* Benth, el factor que lleva a hormigas a la visita detenida en los pulvínulos.

Sería conveniente verificar si en *Canavalia* los tricomas son persistentes o no, cómo es su formación y crecimiento; y definir las causas del bajo número de tricomas glandulares.

En el nervio principal foliar conviene verificar con un estudio eco-fisiológico la relación del tamaño de los cristales en la época de sequía y/o a diferentes niveles de Ca, en las diferentes especies, para así confirmar qué tan útil sería esta estructura en la diferenciación de las especies.

Es necesario verificar si hay diferencia en la venación foliar entre las especies de estudio especialmente en las de 3er. y 4to. Orden.

Hace falta profundizar en la anatomía de la venación secundaria y terciaria foliar en diferentes áreas de la lámina foliar.

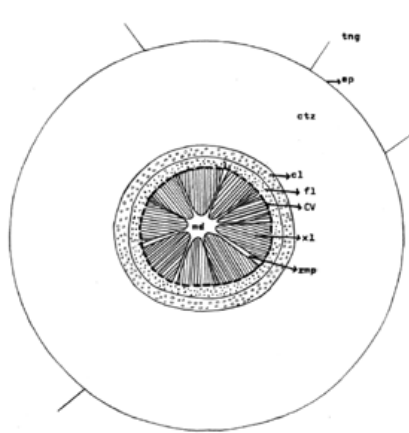


Figura 1: Diagrama del modelo de sección transversal del pulvínulo de *Canavalia bicarinata* Standley y *C. dictyota* Piper. (cl) colénquima; (ctz) corteza; (cv) Cambium vascular; (ep) epidermis; (fl) floema; (md) médula; (rmp) radio medular primario; (tng) tricoma no glandular; (xl) xilema.

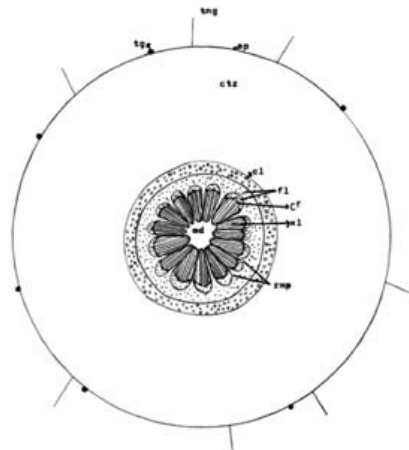


Figura 2: Diagrama del modelo de sección transversal del pulvínulo de *Canavalia brasiliensis* Benth. (cf) Cambium fascicular; (cl) colénquima; (ctz) corteza; (ep) epidermis; (fl) floema; (md) médula; (rmp) radio medular primario; (tg) tricoma glandular; (tng) tricoma no glandular; (xl) xilema.

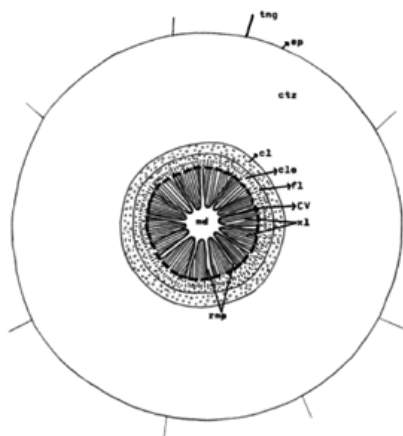


Figura 3: Diagrama del modelo de sección transversal del pulvínulo de *Canavalia ensiformis* (L.) DC., *C. rosea* (Sw.) DC., y *Mucuna pruriens* (L.) DC. (cl) colénquima; (clo) clorénquima; (ctz) corteza; (cv) Cambium vascular; (ep) epidermis; (fl) floema; (md) médula; (rmp) radio medular primario; (tng) tricoma no glandular; (xl) xilema.

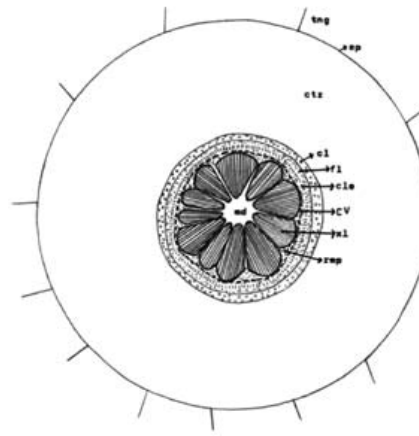


Figura 4: Diagrama del modelo de sección transversal del pulvínulo de *Dioclea guianensis* Benth. (cl) colénquima; (clo) clorénquima; (ctz) corteza; (cv) Cambium vascular; (ep) epidermis; (fl) floema; (md) médula; (rmp) radio medular primario; (tng) tricoma no glandular; (xl) xilema.

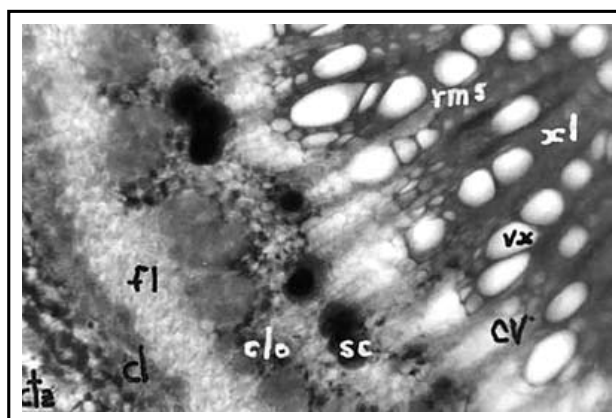


Figura 5: Sección transversal del pulvínulo de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. Sistema vascular. (cl) colénquima; (clo) clorénquima; (ctz) corteza; (cv) Cambium vascular; (fl) floema; (rms) radio medular secundario; (st) saco tanínico; (vx) vaso de xilema; (xl) xilema. Safranina. 80X.

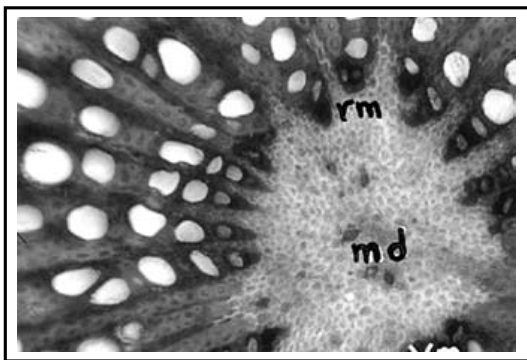


Figura 6: A: Sección transversal de pulvínulo de *Canavalia dictyota* Piper. Xilema (xl), radios medulares (rm) y médula (md). (vm) Vaina medular. Safranina. 80X.

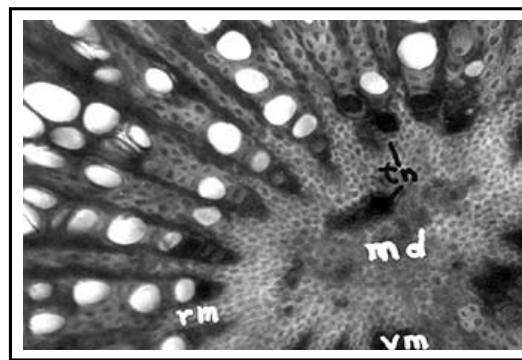


Figura 6: B: Sección transversal de pulvínulo de *Canavalia brasiliensis* Benth. Xilema (xl), radios medulares (rm) y médula (md). (tn) tanino; (vm) Vaina medular. Safranina. 80X.

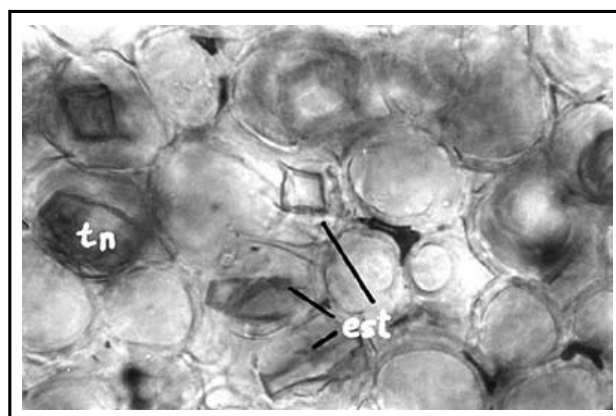


Figura 7: Sección transversal del pulvínulo de *Canavalia dictyota* Piper. Estilodios (est) y taninos (tn) en médula. Safranina. 320X.

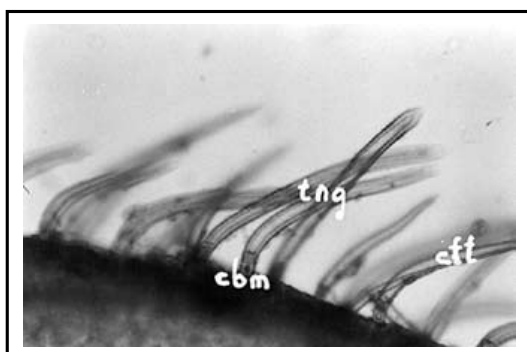


Figura 8: A: Sección transversal del pulvínulo de *Dioclea guianensis* Benth. Pubescencia de tricomas no glandulares (tng); (cbm) célula basal media; (ctt) célula terminal. 80X.

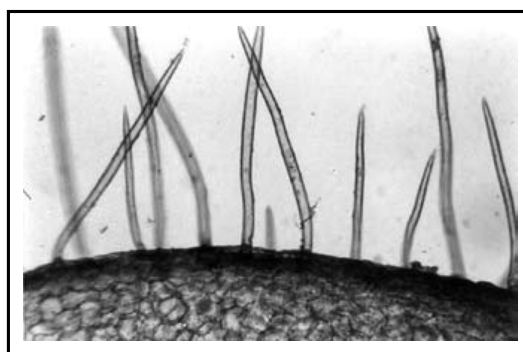


Figura 8: B: Sección transversal del pulvínulo de *Mucuna pruriens* (L.) DC. Pubescencia de tricomas no glandulares. 32X.

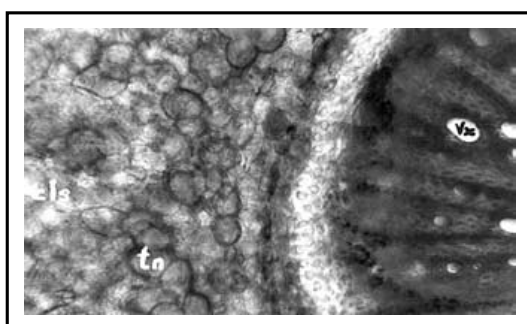


Figura 9: A: Sección transversal del pulvínulo de *Dioclea guianensis* Benth. Corteza y sistema vascular. (cls) cloroplastos; (tn) tanino; (vx) vaso de xilema; (xl) xilema. Safranina. 80X.

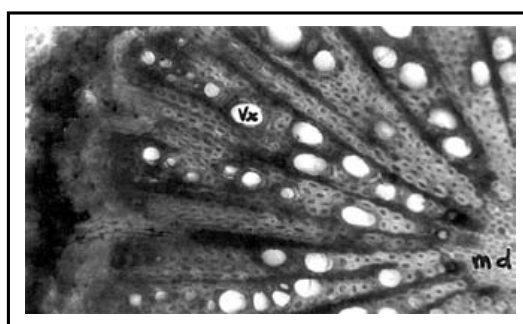


Figura 9: B: Sección transversal del pulvínulo de *Dioclea guianensis* Benth. Xilema. (md) médula; (vx) vaso de xilema. Safranina. 80X.

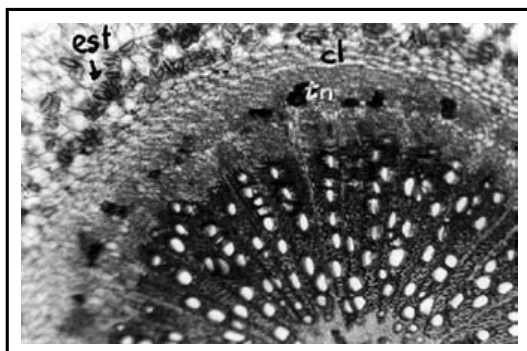


Figura 10: A: Sección transversal del pulvínulo de *Mucuna pruriens* (L.) DC. Sistema vascular. (cl) colénquima; (est) estilodios; (tn) taninos. 32X.

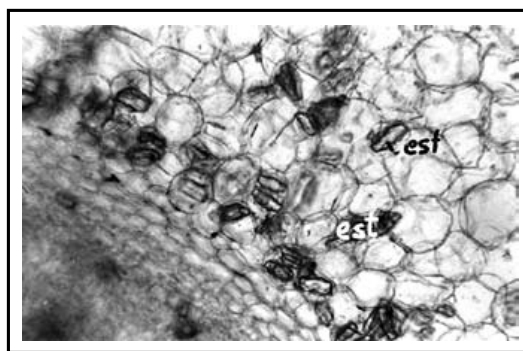


Figura 10: B: Sección transversal del pulvínulo de *Mucuna pruriens* (L.) DC. Estilodios (est) en la corteza (ctz). 80X.

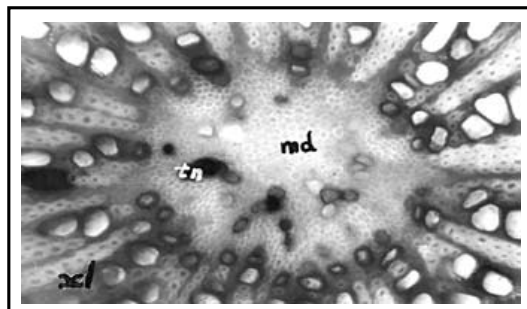


Figura 10: C: Sección transversal del pulvínulo de *Mucuna pruriens* (L.) DC. Pigmentos en la médula (md); (tn) taninos; (xl) xilema. 80X.

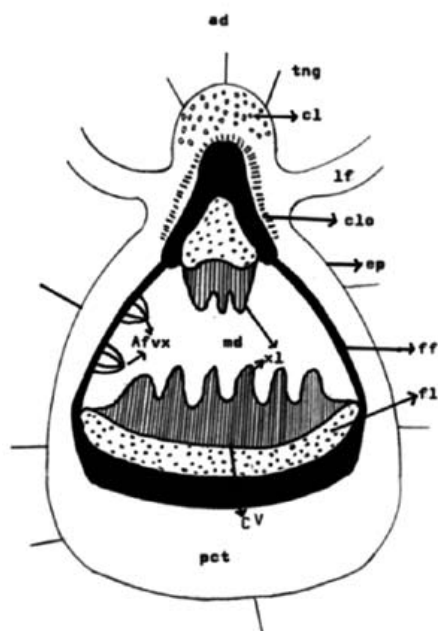


Figura 11: Diagrama del modelo de sección transversal del nervio principal de *Canavalia bicarinata* Standley. (ad) arista adaxial; (Afvx) agrupación de filas de vasos xilemáticos; (cl) colénquima; (clo) clorénquima; (cv) Cambium vascular; (ep) epidermis; (ff) fibra floemática; (fl) floema; (lf) lámina foliar; (md) médula; (pct) parénquima cortical; (tng) tricoma no glandular; (xl) xilema.

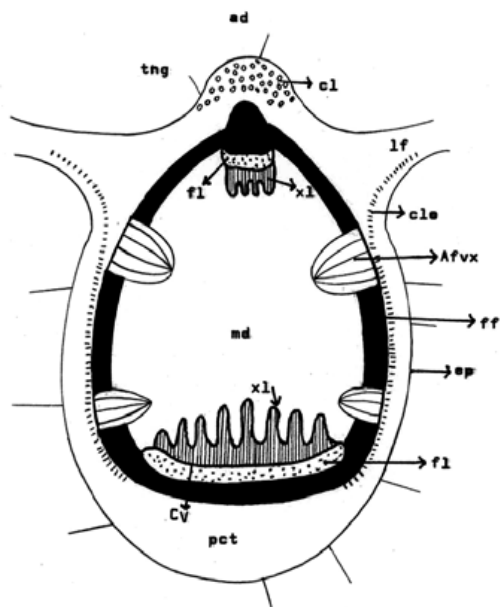


Figura 12: Diagrama del modelo de sección transversal del nervio principal de *Canavalia brasiliensis* Benth. (ad) arista adaxial; (Afvx) agrupación de filas de vasos xilemáticos; (cl) colénquima; (clo) clorénquima; (cv) Cambium vascular; (ep) epidermis; (ff) fibra floemática; (fl) floema; (lf) lámina foliar; (md) médula; (pct) parénquima cortical; (tng) tricoma no glandular; (xl) xilema.

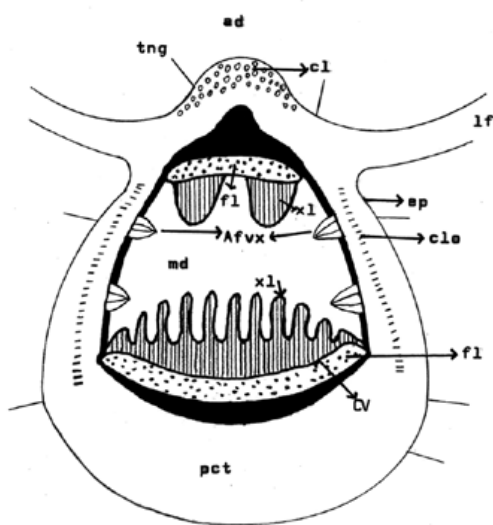


Figura 13: Diagrama del modelo de sección transversal del nervio principal de *Canavalia dictyota* Piper. (ad) arista adaxial; (Afvx) agrupación de filas de vasos xilemáticos; (cl) colénquima; (clo) clorénquima; (cv) Cambium vascular; (ep) epidermis; (ff) fibra floemática; (fl) floema; (lf) lámina foliar; (md) médula; (pct) parénquima cortical; (tng) tricoma no glandular; (xl) xilema.

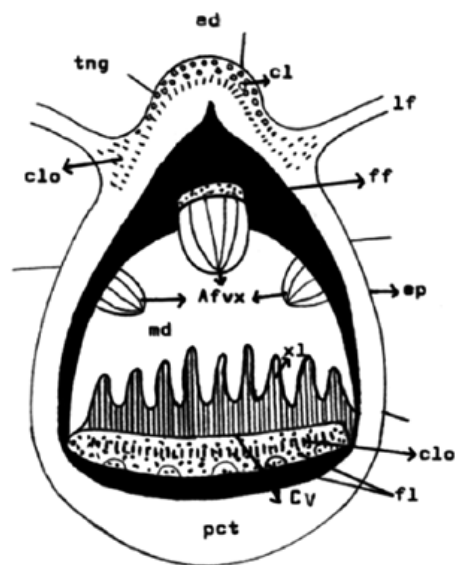


Figura 14: Diagrama del modelo de sección transversal del nervio principal de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. (ad) arista adaxial; (Afvx) agrupación de filas de vasos xilemáticos; (cl) colénquima; (clo) clorénquima; (cv) Cambium vascular; (ep) epidermis; (ff) fibra floemática; (fl) floema; (lf) lámina foliar; (md) médula; (pct) parénquima cortical; (tng) tricoma no glandular; (xl) xilema.

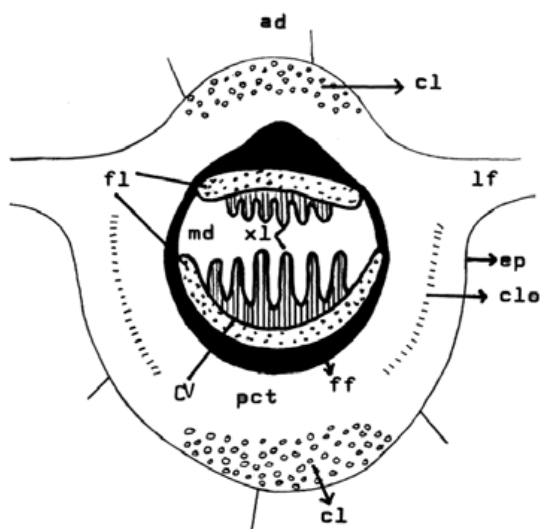


Figura 15: Diagrama del modelo de sección transversal del nervio principal de *Canavalia rosea* (Sw.) DC. (ad) arista adaxial; (cl) colénquima; (clo) clorénquima; (cv) Cambium vascular; (ep) epidermis; (ff) fibra floemática; (fl) floema; (lf) lámina foliar; (md) médula; (pct) parénquima cortical; (tng) tricoma no glandular; (xl) xilema.

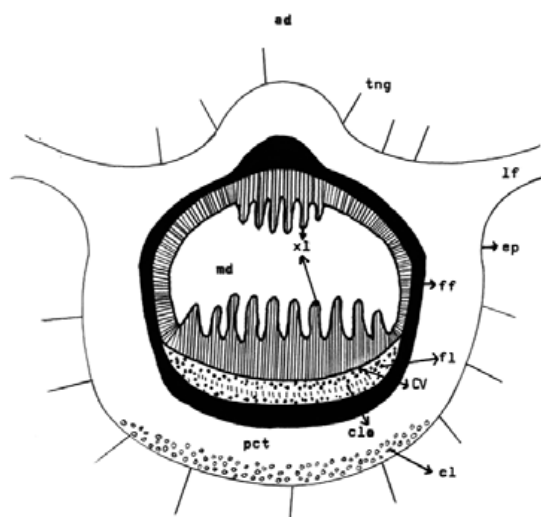


Figura 16: Diagrama del modelo de sección transversal del nervio principal de *Dioclea guianensis* Benth. (ad) arista adaxial; (cl) colénquima; (clo) clorénquima; (cv) Cambium vascular; (ep) epidermis; (ff) fibra floemática; (fl) floema; (lf) lámina foliar; (md) médula; (pct) parénquima cortical; (tng) tricoma no glandular; (xl) xilema.

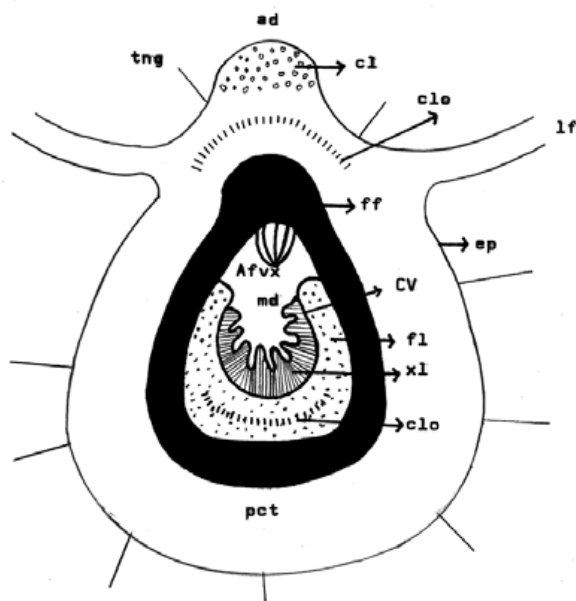


Figura 17: Diagrama del modelo de sección transversal del nervio principal de *Mucuna pruriens* (L.) DC. (ad) arista adaxial; (Afvx) agrupación de filas de vasos xilemáticos; (cl) colénquima; (clo) clorénquima; (cv) Cambium vascular; (ep) epidermis; (ff) fibra floemática; (fl) floema; (lf) lámina foliar; (md) médula; (pct) parénquima cortical; (tng) tricoma no glandular; (xl) xilema.

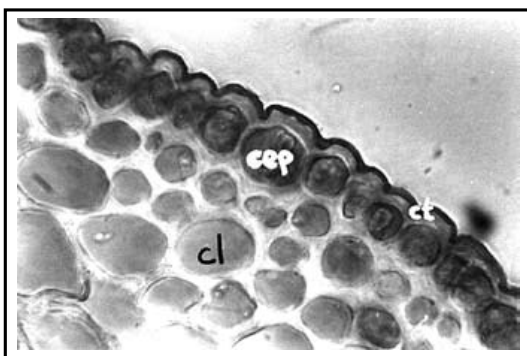


Figura 18: A: Sección transversal del nervio principal de *Canavalia brasiliensis* Benth. Epidermis. (cep) célula epidérmica; (cl) colénquima cortical. (ct) cutícula. Safranina. 320X.

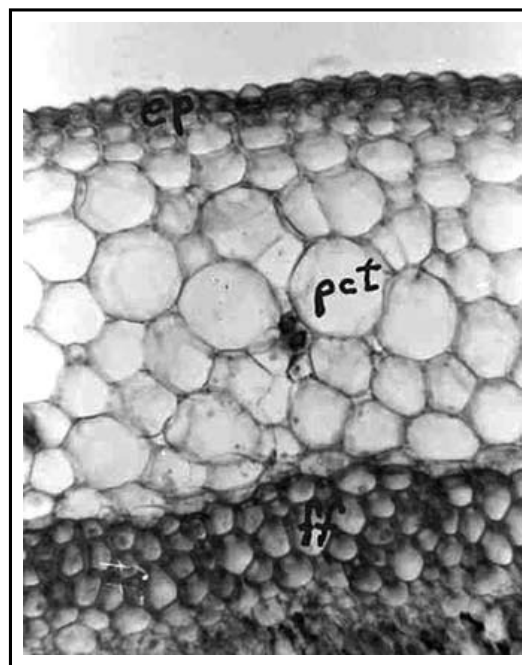


Figura 18: B: Sección transversal del nervio principal de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. Epidermis (ep) y parénquima cortical (pct) basal (abaxial). (ff) fibra floemática. Safranina. 320X.

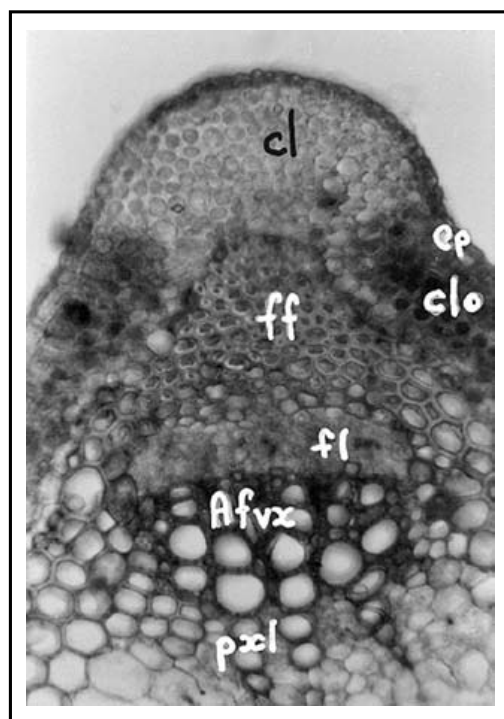


Figura 19: Sección transversal del nervio principal de *Canavalia brasiliensis* Benth. Arista adaxial. (Afvx) agrupación de filas de vasos xilemáticos; (cl) colénquima; (clo) clorénquima; (ep) epidermis; (ff) fibra floemática; (fl) floema; (pxl) protoxilema. Safranina. 80X.

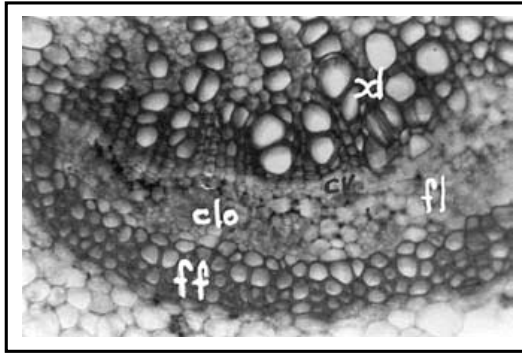


Figura 20: A: Sección transversal del nervio principal de *Canavalia dictyota* Piper. Sistema vascular basal (abaxial). (clo) clorénquima; (cv) Cambium vascular; (ff) fibra floemática; (fl) floema; (xl) xilema. Safranina. 80X.

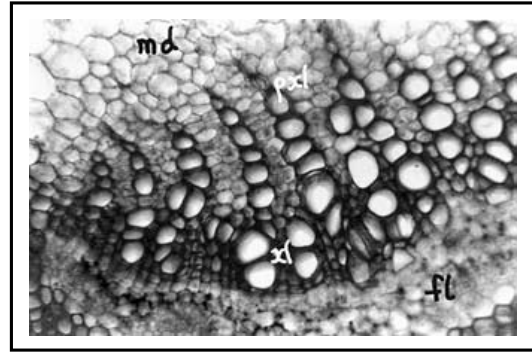


Figura 20: B: Sección transversal del nervio principal de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. Sistema vascular basal (abaxial). (fl) floema; (md) médula; (pxl) protoxilema; (xl) xilema. Safranina. 80X.

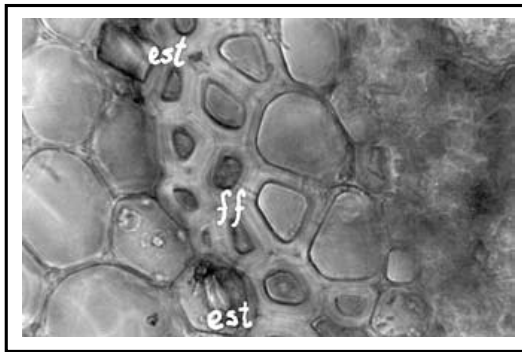


Figura 21: A: Sección transversal del nervio principal de *Canavalia bicarinata* Standley. Fibras floemáticas (ff) y estiloide (est) en corteza. Safranina. 320X.

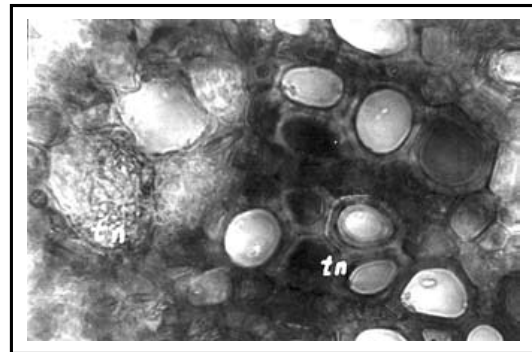


Figura 21: B: Sección transversal del nervio principal de *Canavalia bicarinata* Standley. Taninos (tn) en xilema y floema. Safranina. 320X.

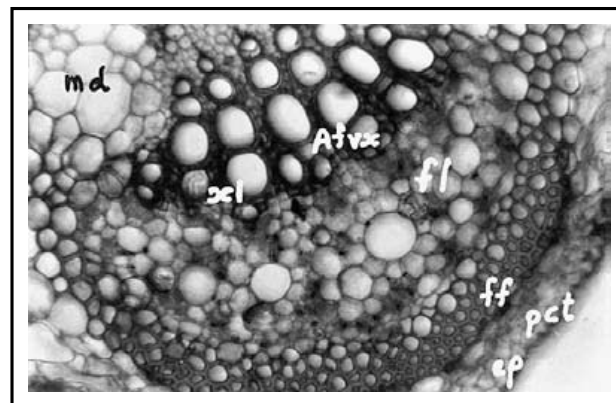


Figura 22: Sección transversal del nervio principal de *Mucuna pruriens* (L.) DC. Sistema vascular basal (Abaxial). (Afvx) agrupación de filas de vasos xilemáticos; (ep) epidermis; (ff) fibra floemática; (fl) floema; (md) médula; (pct) parénquima cortical; (xl) xilema. Safranina. 80X.

Tabla 1. Caracteres anatómicos de la sección transversal del pulvinulo de las especies de *Canavalia*, *Dioclea guianensis* y *Mucuna pruriens*.

ESTRUCTURA	ESPECIE						
	<i>C.bicarinata</i>	<i>C.brasiliensis</i>	<i>C.dictyota</i>	<i>C.ensiformis</i>	<i>C.rosea</i>	<i>D.guianensis</i>	<i>M.pruriens</i>
1. Pubescencia de la epidermis	poco/nada	poco/nada	regular	regular	poco/nada	mucho	mucho
CORTEZA							
2. Clorificación	presente	ausente	ausente	ausente	ausente	presente	presente
3. Taninos	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	presentes	ausentes
4. Estilodios alargados	ausentes	presentes	presentes	presentes	presentes	presentes	ausentes
5. Aceite en gotas pequeñas	presente	ausentes	ausente	presente	presente	ausente	ausente
6. Colénquima notoriamente grueso	ausente	ausente	presente	ausente	ausente	ausente	ausente
CILINDRO CENTRAL							
7. Floema diferenciado en primario en anillo continuo, y floema secundario en vainas	ausente	presente	ausente	ausente	ausente	presente	ausente
8. Taninos en el floema	presente	ausente	presente	presente	presente	ausente	presente
9. Diferenciación del radio medular	regular	buena	regular	buena	regular	regular	buena
10. Concentración de tanino en la médula	periférica	periférica	mitad	ausente	mitad	ausente	mitad/periferia
11. Estilodios en la médula	presentes	ausentes	presentes	ausente	ausente	presente	ausente

Tabla 2: Caracteres anatómicos de la sección transversal del nervio principal de las especies de *Canavalia*, *Dioclea guianensis* y *Mucuna pruriens*.

ESTRUCTURA	ESPECIE						
	<i>C.bicarinata</i>	<i>C.brasiliensis</i>	<i>C.dictyota</i>	<i>C.ensiformis</i>	<i>C.rosea</i>	<i>D.guianensis</i>	<i>M.pruriens</i>
ASPECTO GENERAL							
1.1.Distancia láminas foliolares	cercanas	media	media	cercana	distantes	distantes	cercanas
2.2.Forma del corte transversal	aovado	oblongo	aovado	aovado	semiesférico	semiesférico	aovado
EPIDERMIS							
3. Estomas	presente	presente	presente	presente	presente	ausente	ausente
4. Tricomas glandulares	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	presente	ausente
5. Estilodios	abundantes	abundantes	ausentes	abundantes	pocos	pocos	pocos
6. Abundancia de tricomas no glandulares	muchos	media	media	poca	poca	mucha	media
7. Forma de las células	cuadrada	cuadrada	rectangular	rectangular	cuadrada	elíptica	cuadrada
8.Estilodios en la corteza	presente	presente	ausente	ausente	presente	presente	presente
CILINDRO CENTRAL							
9. Posición con respecto a la corteza	no central	no central	no central	no central	no central	central	central
10. Vaina de vasos xilemáticos en fila	presente	presente	presente	presente	ausente	ausente	presente
11. Fibras floemáticas forman un anillo continuo en todo el corte	presente	ausente	ausente	presente	presente	presente	presente
12.Diferenciación de radios medulares en el floema	mala	mala	buena	mala	buena	mala	buena
13. Xilema superior con líneas de vasos largas	presente	presente	ausente	ausente	presente	presente	ausente
14. Médula clorofílica	presente	presente	ausente	ausente	presente	presente	ausente
15. Estilodios en la médula	ausentes	presente	ausente	ausente	presente	presente	ausente
16. Médula ocupa menos del 30 % del área del corte	presente	ausente	presente	presente	presente	presente	presente
17. Estilodios en el floema	ausente	ausente	ausente	ausente	presente	presente	ausente
18. Pigmentos en el floema	presente	ausente	ausente	ausente	presente	presente	ausente
19. Xilema rico en aceite	presente	ausente	ausente	ausente	presente	presente	ausente

Agradecimiento

Agradezco a los profesores Alba Marina Torres, Gabriel De la Cruz, Jorge E. Ramos-Pérez, Philip A. Silverstone-Sopkin y Luis Alejandro Vidal sus comentarios sobre el texto original ya que este artículo es una versión resumida y modificada de una parte de la tesis de Maestría del Departamento de Biología de la Universidad del Valle titulada “Aspectos morfológicos y anatómicos de 5 especies del género *Canavalia* (Fabaceae - Faboideae) de Colombia y su relación filogenética”.

Referencias bibliográficas

- [1] Bernal, Henry Yesid y Jimenez Luis Carlos. 1990. Haba criolla, *Canavalia ensiformis* (L.) D.C. (Fabaceae - Faboideae). Secretaria ejecutiva del convenio Andrés Bello SECAB. Ministerio de Educación y Ciencia España. Programa de recursos vegetales del convenio Andrés Bello. Especies vegetales promisorias. Bogotá, D.E. - Colombia. -533.
- [2] Cortés Benavides Francisco. 1980. Histología Vegetal Básica. H. Blume ediciones. 119 p.
- [3] Dilcher, David. L. 1974. Approaches to the identification of Angiosperm leaf remains. The Botanical Review 40(1):1-157.
- [4] Esau, Katherine. 1977. Anatomy of seed plants. John Wiley and Sons. New York. 2ª. Edition. 550 p.
- [5] Esau, Katherine. 1985. Anatomía Vegetal. Ediciones Omega. Barcelona. 779p.
- [6] Fahn, A. 1967. Plant anatomy. Pergamon Press. Oxford, London. 1ª. edition. 534 p.
- [7] Gil, F. 1990. Estudio comparativo de la anatomía foliar de 4 genotipos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. Trabajo de grado FAGRO. Universidad Central de Venezuela. Maracay. 101p.
- [8] Hickey, Leo. J. 1973. Classification of the architecture of Dicotyledonous leaves. American Journal of Botany 60(1): 17-33.
- [9] Roth, Ingrid. 1966. Anatomía de las plantas superiores. Universidad Central de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca. Caracas. 357 p.
- [10] Strasburger, Eduard; Noll, Fritz; Schenck, Heinrich y Schimper, Andreas Franz Wilhelm. 1977. Tratado de Botánica. Editorial Marín, S.A. 799 p.

Dirección del autor

María Catalina Vélez E.
Departamento de Biología
Universidad del Valle
catavel@une.net.co